

**ИЗМЕНЕНИЕ ПОВЕДЕНИЯ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ
ОЗЁРНЫХ ЛЯГУШЕК
ПОД ВЛИЯНИЕМ ГЕЛЬМИНТОЗНОЙ ИНВАЗИИ**

В. М. Иванов¹, **А. П. Калмыков**², **Н. Н. Семёнова**¹,
В. В. Федорович², **О. Ю. Паршина**²

¹ Астраханский государственный биосферный природный заповедник
Россия, 414021, Астрахань, Набережная р. Царев, 119

² Астраханский государственный университет
Россия, 414000, Астрахань, пл. Шаумяна, 1
E-mail: kalmykov65@rambler.ru

Поступила в редакцию 12.03.2011 г.

Изучено влияние метацеркарий *Codonocephalus urnigerus* на поведение и выживаемость озёрных лягушек в дельте Волги и приведены показатели степени инвазии амфибий личинками трематод. Показано, что суммарное воздействие естественных и антропогенных факторов, отсутствие регулирующих механизмов во взаимоотношениях метацеркарии *C. urnigerus* и озёрных лягушек приводят к нестабильности паразито-хозяйинной системы.

Ключевые слова: *Rana ridibunda*, зараженность, метацеркарии трематод, изменение поведения, Астраханская область.

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на то, что земноводные имеют важное биоценологическое значение и играют существенную роль в жизни человека, они остаются наименее изученной группой позвоночных животных (Пестов и др., 2001).

Из четырех видов земноводных, обитающих в дельте р. Волги (Федорович, 2005), озёрная лягушка является самым многочисленным и широко распространенным видом. Однако работ, посвященных изучению экологии этого вида, очень мало. Наибольший интерес представляет работа М. Н. Дубининой (1950), в которой приводятся сведения о биологических, экологических и паразитологических особенностях озёрной лягушки. Данные, приведённые в этой работе, относятся к 30-м годам прошлого столетия и они, естественно, не отражают существенных изменений, произошедших в экосистемах низовьев р. Волги под влиянием естественных факторов и различных форм антропогенной деятельности.

При проведении мониторинговых исследований по паразитофауне позвоночных животных авторы статьи неоднократно сталкивались с фактами патогенного влияния гельминтов на некоторые особи озёрных лягушек. Механические, токсические и трофические воздействия

гельминтов сказывались на поведенческих реакциях, а иногда приводили даже к гибели отдельных амфибий.

Задача настоящей работы – изучение воздействия трематоды *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) на поведение озёрных лягушек в современных условиях дельты р. Волги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 1995 – 2010 гг. в различных районах дельты р. Волги. Паразитологический материал получен от 735 экз. озёрных лягушек – *Rana ridibunda* (Pallas, 1771).

Сбор и обработка материала осуществлялась согласно традиционным методикам (Скрябин, 1928; Судариков, Шигин, 1965). Определение возраста земноводных проводили путем изготовления срезов бедренных костей с последующей окраской их кармином или гематоксилином; иногда срезы не окрашивали, а использовали микроскоп МББ-1а с фазово-контрастной насадкой (Шалдыбин, 1987).

При изложении материала использованы показатели экстенсивности инвазии (ЭИ, %), интенсивности инвазии (ИИ, экз.) и индекса обилия (ИО), при обработке – методы вариационной статистики (Урбах, 1963).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Примеров влияния паразитов на жизненные функции представителей многих систематических групп позвоночных животных достаточно много. Известно, что гельминты, паразитируя на той или иной стадии развития в организме хозяев разных рангов, оказывают существенное влияние на их жизнедеятельность. В ряде случаев локализация паразитов в жизненно важных органах и тканях приводит к изменению типичного поведения зараженных животных. Так, трематоды родов *Diplostomum* и *Tylodelphys* при высокой интенсивности инвазии нарушают зрение и вызывают снижение пищевой и двигательной активности рыб. Личинки цестоды *Multiceps multiceps* (*Coenurus cerebralis*), локализуясь в мозге овец, вызывают у них болезнь, называемую «вертячкой». Раздельнополые нематоды *Syngamus trachea* и трематоды *Tracheophilus sisowi* при высокой интенсивности заражения, локализуясь в трахее и бронхах птиц многих отрядов, нарушают дыхание и приводят к замедлению движения инвазированных особей, которые вытягивают шею, широко открывают клюв, производя действие, напоминающее «чихание». Утки, зараженные акантоцефалами *Filycollis anatis*, с трудом встают на ноги и передвигаются неуверенной, вялой походкой.

При выполнении паразитологических исследований позвоночных животных разных классов, проводимых в различных биотопах дельты р. Волги, выяснено, что один из фоновых видов трематод – *C. urnigerus* – на стадии метацеркарии заражает озёрных лягушек на всех фазах их развития, начиная с головастика (Иванов, 2003). Для трематоды характерен триксенный тип жизненного цикла со сменой в онтогенезе свободноживущих и паразитических стадий. Промежуточными хозяевами трематоды на территории Польши, в дельте Дуная, и в России зарегистрированы пресноводные моллюски *Lymnaea stagnalis* и *L. palustris* (Гинецинская, 1949; Niewiadomska, 1964). Амфибии выступают в качестве дополнительных (вторых промежуточных) хозяев, облигатными дефинитивными хозяевами являются выпя (*Botaurus stellatus* и *Ixobrychus minutus*), факультативными – голенастые птицы, у которых, как правило, встречаются неполовозрелые мариты.

Заражаться лягушки начинают с самого раннего возраста. У головастика и сеголеток ЭИ, ИИ и ИО минимальные, у годовиков и двухлеток показатели зараженности возрастают, дос-

тигая максимальных значений у лягушек 3 – 5-летнего возраста, и несколько снижаются у особей 6 и более лет. Максимальная ИИ свойственна для лягушек 3 – 5-летнего возраста, ИО повышается у 4 – 5-летних лягушек и снижается у особей старших возрастов (табл. 1), по-видимому, вследствие выедания наиболее зараженных особей.

Таблица 1
Заражённость озёрных лягушек разного возраста метацеркариями *Codonocephalus urnigerus*

Возраст	Число исследованных, экз.	Показатели зараженности		
		ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО
Головастики	152	2.58±3.3	1–3	0.05
Сеголетки	104	5.77±4.8	1–5	0.14
Годовики	55	30.91±9.3	1–12	1.33
Двухлетки	128	40.63±11.2	1–305	3.57
Трехлетки	87	70.12±12.4	2–881	44.05
Четырехлетки	61	83.61±4.8	4–1308	111.46
Пятилетки	57	91.23±3.7	2–1042	123.50
Шестилетки	48	70.83±10.2	3–654	80.39
7 лет и более	43	72.5±8.8	5–477	84.27

Некоторые закономерности наблюдаются в сезонной динамике зараженности озёрных лягушек метацеркариями *C. urnigerus*. По некоторым данным, при исключении из анализа неполовозрелых особей показатели зараженности озёрных лягушек 3 – 5 и более лет значительно возрастают – в весенне-зимний периоды ЭИ достигают очень высоких показателей, при этом средняя ЭИ амфибий всех возрастов составляла 43.5% (Иванов, 2003).

По нашим наблюдениям, ЭИ годовалых озёрных лягушек в течение года увеличивается в 3.5 раза, у двухлеток ЭИ с весны до зимы меняется незначительно. С возрастом и достижением половой зрелости показатели зараженности лягушек *C. urnigerus* значительно возрастают, особенно сильно в весенне-зимний период у лягушек, начиная с 4-летнего возраста. Снижение показателей зараженности летом объясняется тем, что половозрелые самки лягушек в процессе икрометания вместе с икрой выметывают и метацеркарий *C. urnigerus*, освобождаясь таким образом от паразитов. Понятно, что показатели инвазии тем самым снижаются. Наоборот, у неполовозрелых годовиков, не мигрирующих в стадии размножения озёрных лягушек, ЭИ и ИО растут в течение года. Незначительные изменения зараженности озёрных лягушек 3-летнего возраста связаны с тем, что часть особей не достигают половозрелости, не приступают к размножению и метацеркарии остаются в незрелых

ИЗМЕНЕНИЕ ПОВЕДЕНИЯ И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ОЗЁРНЫХ ЛЯГУШЕК

гонадах амфибий. У озёрных лягушек старшего возраста после икрометания заражённость метациркуляриями *C. urnigerus* начинает возрастать, немного не достигая к осени показателей заражённости лягушек 3-летнего возраста, чуть превышая степень инвазии неполовозрелых амфибий 2-летнего возраста (табл. 2).

Таблица 2
Заражённость озёрных лягушек метациркуляриями *Codonocephalus urnigerus* в разные сезоны года

Возраст	Заражённость	Весна	Лето	Осень	Зима
1 год	ЭИ	13.3	33.3	40.3	46.67
	ИО	1.07	1.12	1.33	1.42
2 года	ЭИ	34.4	40.0	42.9	47.6
	ИО	2.41	2.03	4.86	5.09
3 года	ЭИ	72.2	58.3	60.7	82.4
	ИО	61.72	20.33	30.25	87.75
4 года	ЭИ	90.0	31.8	44.4	100.0
	ИО	151.33	40.04	70.39	170.24
5 лет	ЭИ	100.0	35.7	50.0	100.0
	ИО	121.32	51.21	77.36	144.73
6 лет	ЭИ	91.7	40.0	54.5	100.0
	ИО	82.31	61.13	80.64	98.10
7 лет и более	ЭИ	90.9	33.3	50.0	100.0
	ИО	106.45	52.45	75.50	111.20

Метацеркарии *C. urnigerus* локализуются в различных органах и тканях озёрных лягушек: в подкожной клетчатке, под фасциями мышц, под серозными покровами печени, почек, желудка, пищевода, кишечника, сердца, в жировой ткани, гонадах и др. Отличительная особенность *C. urnigerus* заключается в том, что подавляющее большинство метациркулярий этого вида сосредоточены в гонадах амфибий – до 90% от общего числа личинок в одной особи. При этом объем яичника у интенсивно зараженных 3 – 6-летних самок уменьшается в 8 – 10 раз по сравнению с незначительно зараженными особями того же возраста, размера и веса. У самцов паразитирование метациркулярий *C. urnigerus*, наоборот, приводит к увеличению объема семенников, они темнеют, а поверхность становится бугорчатой, по виду напоминая виноградную гроздь из-за содержания в гонадах инвазированных личинок.

В биологической литературе имеются сведения, что в экспериментальных условиях кастрация лягушек подавляет поведение, а в некоторых случаях последствия кастрации вследствие удаления гонад выражены очень отчетливо – половое поведение у амфибий совершенно исчезает (Шовен, 1972). При паразитологических исследованиях озёрных лягушек в 30-х гг. прошло-

го столетия кастрированными, по терминологии автора, оказались 5% четырехлетних особей и 30.7% лягушек пятилетнего возраста (Дубинина, 1953). По нашим данным, эти показатели несколько ниже: у четырехлетних особей ЭИ составила 4.9%, пятилетних – 21.1%, шестилетних – 11.6%.

Мониторинг биоты – одна из важных задач, поставленных перед заповедниками, а одним из путей его осуществления является слежение за численностью и распределением гельминтов обычных видов хозяев, к которым относится озёрная лягушка. Однако, по нашему мнению, провести полноценный анализ гельминтоценозов, в частности, отдельных гельминтов, патогенных для животных, невозможно без детального знания экологии хозяина, поэтому возникает необходимость получения данных о характере жизненного цикла озёрной лягушки и условий ее обитания в дельте р. Волги. Иными словами, изучение экологических особенностей озёрной лягушки не является самоцелью, а приобретает смысл лишь в связи с необходимостью влияния на амфибий некоторых видов гельминтов в изучаемом регионе.

Принимая во внимание, что метациркулярии трематод *C. urnigerus* воздействуют не только на отдельные особи озёрных лягушек, но и на всю популяцию в целом, авторы статьи сочли необходимым привести собственные данные по особенностям осуществления фазы этих амфибий в дельте р. Волги.

Даты появления озёрных лягушек после зимовки сильно различаются по годам и зависят исключительно от погодных условий, преимущественно температур воздуха и воды. В период наших исследований выход лягушек из зимовки происходил 15 – 28 марта при температуре воздуха +10.8 – +11.4°C и температуре воды +2.3 – +3.7°C, в этот период амфибии были вялыми, малоактивными. Массовый выход лягушек из зимовки происходит в первую декаду апреля при температуре воды +4.5 – +8.8°C. В это время лягушки становятся активнее, но держатся обычно по берегам водотоков, иногда слышны первые кваканья самцов и их кратковременное «пение».

Единичные случаи миграции озёрных лягушек к местам их размножения начинаются в третьей декаде апреля. В это время температура воды в ильменах, култуках и полоях (временные водоёмы, образующиеся во время половодья) на 3 – 4 градуса выше, чем в протоках.

Массовая миграция озёрных лягушек к местам их размножения приходится на конец апреля – начало мая. В этот же период наблюдаются первые случаи спаривания озёрных лягушек, а массовый характер спаривание приобретает к 5 – 20 мая, когда температура воды достигает $+15.3 - +21.5^{\circ}\text{C}$, а температура воздуха – $+20 - +30^{\circ}\text{C}$. Последние случаи спаривания озёрных лягушек были зарегистрированы нами в середине июня. Однако в дельте р. Волги икрометание отдельных особей озёрных лягушек, по видимому, может происходить в августе и даже в начале сентября, о чем свидетельствуют изредка обнаруженные нами в начале ноября личинки (головастики) озёрной лягушки на стадии подвижности задних конечностей, а также только что метаморфизировавшие сеголетки.

Первые кладки икры озёрных лягушек обнаружены в последних числах апреля – начале мая. Головастики появляются из яиц в конце мая, когда температура воды в водоёмах достигает $+16.5 - +22.7^{\circ}\text{C}$, а температура воздуха – $+18.1 - +26.1^{\circ}\text{C}$. Массовый же выклев личинок происходит в первой половине июня. Метамоρφоз головастиков в дельте р. Волги заканчивается в конце июня – начале июля, а массовое расселение сеголеток приходится на июль – август.

Предзимовочные скопления лягушек по берегам водотоков наблюдаются с сентября до середины ноября. При наступлении температуры воздуха $+1 - +3^{\circ}\text{C}$ лягушки мигрируют в воду, однако в относительно теплые погожие дни они вновь скапливаются на берегах водотоков. В отдельные годы последние встречи озёрных лягушек в дельте р. Волги отмечались нами в конце ноября.

Зимовка озёрных лягушек происходит преимущественно в протоках и ериках, где они концентрируются в определенных местах, зарываясь в легкий грунт. Во время зимовки лягушки не питаются, и обмен веществ у них резко снижается.

Наблюдение за поведением озерных лягушек в отдельные фенофазы показали заметные нарушения врожденных программ поведения некоторых особей, обусловленных паразитированием в них метацеркарий *S. urnigerus*.

При обследовании популяции лягушек дельты р. Волги, авторы статьи обратили внимание на неадекватное поведение части особей в брачный период. Паразитологические исследования показали, что их семенники (или яичники) были буквально «нафаршированы» метацерка-

риями *S. urnigerus* – число паразитов варьировало от 800 до 1300 экз. в гонадах одной заражённой особи. Такие лягушки выглядели изнуренными, были вялы, малоактивны и большую часть времени сидели неподвижно с полузакрытыми глазами. У лягушек, находящихся в таком состоянии, инстинкт миграций с целью поиска благоприятных биотопов для спаривания, поиск партнеров и подходящих условий для нереста полностью отсутствовали. Некоторые особи спустя непродолжительное время погибали. Заражённость лягушек, выходящих из зимовки, заметно отличается от заражённости особей, мигрирующих в стадии в период размножения (табл. 3).

Таблица 3

Заражённость половозрелых озёрных лягушек метацеркариями *Codonocephalus urnigerus* в брачный период (конец апреля – май)

Возраст лягушек	Особь, остающиеся в местах выхода из зимовки		Особь, мигрирующие в стадии в период размножения	
	ИИ, экз.	ИО	ИИ, экз.	ИО
Трехлетки, $n = 54$	144–881	231.7	2–112	35.4
Четырехлетки, $n = 47$	107–1308	361.8	4–248	57.4
Пятилетки, $n = 30$	95–1042	289.1	2–155	60.9
Шестилетки, $n = 33$	88–654	187.4	3–92	34.5
7 лет и более, $n = 34$	72–477	156.1	5–103	27.4

Необходимо также отметить, что у самцов озёрных лягушек, интенсивно заражённых метацеркариями *S. urnigerus*, практически отсутствовали «брачные крики», адресованные особям противоположного пола. Сильно заражённые самки лягушек также не реагировали на голоса партнеров, хотя незаражённые и слабо заражённые самки, услышав кваканье самцов, быстро поворачивались в их сторону. Таким образом, высокая степень заражённости половых желез амфибий метацеркариями *S. urnigerus* приводила не только к угнетению активности, гибели отдельных особей, но и препятствовала осуществлению поведенческих реакций, важных для размножения озёрных лягушек.

По нашим наблюдениям, высокие показатели заражённости озёрных лягушек метацеркариями *S. urnigerus* влияют и на их защитное поведение.

Обычно озёрные лягушки очень осторожны и при приближении человека сразу ныряют в воду. Если опасность невелика, они высовывают голову из воды и внимательно наблюдают за объектом, который их потревожил. При более

серьезной опасности лягушки ныряют под воду, резко меняя направление движения, цепляются лапами за подводную растительность или другой субстрат, зарываются в ил и задерживаются на дне водоёма на 15 – 20 минут. Очень осторожны озёрные лягушки весной во время брачного периода. При малейшей опасности самцы прекращают «пение», лягушки отплывают подальше от источника угрозы или ныряют под воду.

Наиболее интенсивно заражённые озёрные лягушки ведут себя иначе. В критической ситуации они не прыгают в воду, не прячутся среди растительности, а их защитные реакции сводятся лишь к тому, что амфибии затаиваются на том месте, где сидели, прижавшись к поверхности почвы или вяло отпрыгивают в сторону на небольшое расстояние. В некоторых случаях даже попытка сдвинуть их с места каким-либо предметом (например, веткой или камышинкой) не приводит к предполагаемому результату. Такое поведение не способствует выживанию амфибий. Они становятся легкой добычей рептилий (ужей и полозов), птиц (цапель, квакв, ворон, сов, луней и др.), а также плотоядных млекопитающих (енотовидных собак, американских норок, лисиц, хорьков, кабанов и т.д.).

В паразитологической литературе существует вполне оправданное мнение, что сопряженная эволюция паразита и хозяина сопровождается их взаимосвязанным отбором на «совместимость», проявляющуюся в снижении патогенности паразита и повышении сопротивляемости организма хозяина (Antia et al., 1994), т.е. этот процесс направлен на сохранение и преобладание в популяциях наименее вирулентных форм паразитов (Безр, 2004). При этом оговаривается, что такие ситуации свойственны исторически сложившимся сбалансированным популяциям, незначительно подверженным антропогенным воздействиям (Ройтман, Безр, 2008). Между тем вмешательство человека в сложившиеся в ходе эволюции отношения паразит – хозяин приводит к повышению патогенности паразитов и снижению резистентности хозяев, а это отражается на биоразнообразии природных комплексов (Безр, 2002, 2004). Вместе с тем положение о снижении патогенности паразитов и их приспособленности к хозяину в результате длительной совместной эволюции признается не всеми авторами (Anderson, May, 1982; May, 1983 и др.).

По нашему мнению, на изменение поведения озёрных лягушек влияет степень их инвазии метацеркариями *S. urnigerus*, которая напрямую

зависит от численности и распространения промежуточных хозяев трематоды – фитофильных моллюсков рода *Lymnaea*, в которых развиваются партеногенетические стадии гельминта. Факторы, влияющие на эти параметры, очень разнообразны: колебания уровня Каспийского моря, зарегулирование речного стока р. Волги и его ежегодные изменения, зарастаемость дельты вследствие сокращения интенсивности дноуглубительных работ и чистки искусственных рыбоходных каналов, прокосов водной растительности для улучшения проточности и др.

Нетрудно заметить, что в нашем случае на взаимоотношения паразита и хозяина влияют не только антропогенные, но и естественные факторы, а приоритет какого-либо из них выделить бессмысленно – они действуют в тесной взаимозависимости.

Если рассматривать влияние изменений уровня Каспийского моря на динамику популяции и, соответственно, заражённость озёрных лягушек личинками *S. urnigerus*, можно отметить некоторые узловые моменты. Начавшееся в 30-е гг. прошлого столетия падение уровня Каспийского моря привело к увеличению площади мелководий и интенсивной зарастаемости дельты, что вызвало преобладание в малакофауне фитофильных моллюсков, в том числе и лимней (Фильчаков, Чуйков, 1990), поэтому заражённость лягушек метацеркариями *S. urnigerus* достигала в это время 100% (Дубинина, 1950). Повышение уровня моря с 1978 г. привело к снижению численности легочных моллюсков, а заражённость лягушек *S. urnigerus* снизилась до 43.5% (Иванов, 2003.) К 1995 г. уровень моря достиг максимальной отметки, после чего данный показатель стал снижаться (Иванов, 2003). Это благоприятно отразилось на состоянии упомянутых выше моллюсков рода *Limnaea*, а показатели заражённости лягушек метацеркариями *S. urnigerus* в настоящее время стали достаточно высокими (см. табл. 1). Можно заметить, что современная ситуация, сложившаяся с заражённостью озёрных лягушек метацеркариями *S. urnigerus*, несколько напоминает обстановку 30-х гг. прошлого века.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, наличие в дельте р. Волги в современный период огромных площадей хорошо прогреваемых мелководных акваторий, разнообразие биотопов способствуют благополучному осуществлению жизненного цикла тре-

матоды *C. urnigerus* и озёрной лягушки, увеличивая вероятность контакта между ними. Это приводит к высокой степени заражённости лягушек личинками трематод, а эффект усиливается за счет того, что большая часть метацеркарий локализуется в жизненно важных органах амфибий, преимущественно в гонадах. В результате метацеркарии *C. urnigerus* продемонстрировали способность изменять поведение своих промежуточных хозяев. У интенсивно заражённых особей наблюдается угнетение поведенческих реакций, связанных с размножением, миграционные и оборонительные рефлексы. При этом влияние гельминтов на выживаемость амфибий заключается в том, что некоторые особи лягушек гибнут вследствие большого числа паразитирующих в них метацеркарий *C. urnigerus*, а часть популяции становится более доступной для хищников и выедается ими.

Суммируя перечисленное, можно отметить, что факторы, определяющие взаимоотношения метацеркарий *C. urnigerus* и озёрных лягушек в природных комплексах дельты р. Волги, находятся в стадии становления. Суммарное воздействие антропогенных и естественных факторов, отсутствие регулирующих механизмов во взаимоотношениях личинок *C. urnigerus* и озёрных лягушек, которые смогли бы нивелировать негативное влияние паразита на промежуточного хозяина, приводят к нестабильности паразито-хозяйинной системы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безр С. А. 2002. Паразитизм и вопросы биоразнообразия // Тр. Ин-та паразитологии РАН. Т. 43. Теоретические и прикладные проблемы паразитологии. М. : Наука. С. 25 – 36.

Безр С. А. 2004. Роль фактора патогенности паразитов в эволюции органического мира // Тр. Ин-та паразитологии РАН. Т. 44. Успехи общей паразитологии. М. : Наука. С. 65 – 80.

Гинецинская Т. А. 1949. Новые данные о циклах развития некоторых трематод птиц // Докл. АН СССР. Т. 16 (5). С. 1017 – 1020.

Дубинина М. Н. 1950. Экологическое исследование паразитофауны озёрной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитологический сборник Зоол. ин-та АН СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. Т. 12. С. 300 – 530.

Иванов В. М. 2003. Мониторинг, структурные изменения и экологические особенности трематодофауны позвоночных животных дельты Волги и Северного Каспия (фауна, систематика, биология, экология, патогенное значение) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 48 с.

Пестов М. В., Маннапова Е. И., Ушаков В. А., Катунев Д. П., Бакка С. В., Лебединский А. А., Турутина Л. В. 2001. Амфибии и рептилии Нижегородской области. Материалы к кадастру / под ред. А. И. Бакка, А. А. Каюмова / Междунар. Социально-экологический союз, Экоцентр «Дронт». Н. Новгород. 178 с.

Ройтман В. А., Безр С. А. 2008. Паразитизм как форма симбиотических отношений. М. : Т-во науч. изд. КМК. 310 с.

Скрябин К. И. 1928. Метод полных гельминтологических вскрытий, включая человека. М. : Изд. 1-го Моск. гос. ун-та. 45 с.

Судариков В. Е., Шигин А. А. 1965. К методике работы с метацеркариями трематод отряда Strigeidae // Тр. Гельминтологической лаборатории АН СССР. Т. 15. Вопросы биологии гельминтов и их взаимоотношений с хозяевами. М. : Наука. С. 158 – 166.

Федорович В. В. 2005. Позвоночные животные Астраханского края (систематика, экология, хозяйственное значение). Астрахань: Изд. дом «Астраханский университет». 117 с.

Фильчаков В. А., Чуйков Ю. С. 1990. Многолетние изменения зообентоса на заповедной акватории р. Волги // Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Ч. 3. Зоологические исследования : тез. докл. Всесоюз. конф. Новгород : Изд-во Новгород. гос. пед. ин-та. С. 156 – 159.

Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. 322 с.

Шалдыбин С. Л. 1987. Возрастная структура популяций и техника определения возраста бесхвостых амфибий // Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 33 – 35.

Шовен Р. 1972. Поведение животных М. : Мир. 487 с.

Anderson R. M., May R. M. 1982. Coevolution of hosts and parasites // Parasitology. Vol. 85, № 2. P. 411 – 426.

Antia R., Levin B. R., May R. M. 1994. Within-host population dynamics and the evolution and maintenance of microparasite virulence // Amer. Naturalist. Vol. 144, № 3. P. 457 – 472.

May R. M. 1983. Parasitic infections as regulators of animal populations // Amer. Sci. Vol. 71, № 1. P. 36 – 45.

Niewiadomska K. 1964. The life cycle of *Codonoccephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) – Strigeidae // Acta parasitol. Polon. Vol. 12, № 25. P. 283 – 296.

**LAKE FROG BEHAVIOR AND VIABILITY CHANGES
UNDER THE INFLUENCE OF HELMINTHIC INVASION**

V. M. Ivanov¹, **A. P. Kalmykov**², **N. N. Semyonova**¹,
V. V. Fedorovich², **O. Y. Parshina**²

¹ *Astrakhan State Biospheric Nature Reserve
119 Tsarev River Embankment, Astrakhan 414021, Russia*

² *Astrakhan State University
1 Shaumian Sq., Astrakhan 414000, Russia
E-mail: kalmykov65@rambler.ru*

The influence of *Codonocephalus urnigerus* metacercaria on the lake frog's behavior and viability in the delta of the Volga river was studied. Indices of the degree of trematode larvae invasion into amphibians are presented. The total influence of natural and anthropogenic factors, the absence of regulative mechanisms in the mutual relations between *C. urnigerus* metacercaria and lake frogs are shown to entail instability of the parasite–host system.

Key words: *Rana ridibunda*, invasion, trematode metacercaria, behavior changes.